BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie

181

N° 259 SEPTEMBRE-OCTOBRE 1974

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs Y. Le Grand, C. Lévi, J. Dorst.

Rédacteur général : Dr M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1974

Abonnement général : France, 440 F ; Étranger, 484 F.
Zoologie : France, 340 F ; Étranger, 374 F.
Sciences de la Terre : France, 90 F ; Étranger, 99 F.
Botanique : France, 70 F ; Étranger, 77 F.
Écologie générale : France, 60 F ; Étranger, 66 F.
Sciences physico-chimiques : France, 20 F ; Étranger, 22 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, n° 259, septembre-octobre 1974, Zoologie 181

Étude biométrique comparée des races parthénogénétique et bisexuée de *Polyxenus lagurus* (L.) (Diplopode, Pénicillate) basée sur les mensurations d'articles tarsaux [1]

par Monique Nguyen Duy-Jacquemin *

Résumé. — L'auteur compare biométriquement les races bisexuée et parthénogénétique de *Polyxenus lagurus*. L'étude du rapport longueur du tarse de P_{13} / longueur du tarse de P_1 met en évidence l'existence d'une population statistique unique, dans laquelle les femelles sexuées constituent un échantillon significativement plus grand que les échantillons des mâles et des femelles parthénogénétiques, lesquels ont des tailles identiques. L'étude du rapport longueur des tarses de P_3 / longueur des tarses de P_1, effectuée chez les larves à tous les stades, confirme les résultats précédents et met en évidence une dysharmonie de croissance des stades I à III, puis une croissance linéaire jusqu'au stade adulte inclus.

Abstract. — Bisexual and parthenogenetic races of *Polyxenus lagurus* are compared by means of a biometrical method. The study of the ratio : P_{13} tarsus length to P_1 tarsus length proves the existence of a single statistic population in which the sexual females' sample is significantly larger than the males' and parthenogenetic females' ones. Males and parthenogenetic females have the same size. These results are corroborated by the study of the following ratio : P_3 tarsus length to P_1 tarsus length, carried out on larvae of each stage. Furthermore, it shows that the larvae grow disharmonically from the first to the third stage and that the specimens belonging to the following stages — including the adult one — grow linearly.

Il est classique de distinguer dans l'espèce *Polyxenus lagurus* (L.) une race bisexuée et une race parthénogénétique [2]. Néanmoins Schömann a constaté, par des élevages, l'impossibilité de croisement entre ces deux races, dont on peut en outre distinguer les femelles par des différences de coloration et de taille lorsque l'on examine des adultes. On peut donc penser à l'existence de deux espèces différentes, et nous avons tenté de vérifier par l'emploi des méthodes biométriques s'il existe, entre les dimensions de certains éléments anatomiques, des différences significatives soit chez les adultes, soit au cours du développement postembryonnaire.

* *Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.*

1. Cet article couvre une partie de la thèse de doctorat ès Sciences présentée par l'auteur le 2 mars 1973 à l'Université de Paris VI et enregistrée au CNRS sous le n° : A.O. 8186.

2. Malgré les résultats obtenus, et pour simplifier l'exposé, le terme « race » sera conservé dans cette note.

Dans une première partie, nous comparons les adultes des deux races par l'étude biométrique du rapport de la longueur totale du tarse de la patte 13 à la longueur du tarse de la patte 1 (t_{13}/t_1).

Dans une seconde partie, nous étudions biométriquement la croissance des tarses chez les larves des deux races en utilisant le rapport de la longueur totale du tarse de la patte 3 à la longueur du tarse de la patte 1 (t_3/t_1).

I. ÉTUDE BIOMÉTRIQUE DU RAPPORT t_{13}/t_1 CHEZ LES DEUX RACES

Matériel

Les mesures ont été exécutées sur trois échantillons différents :

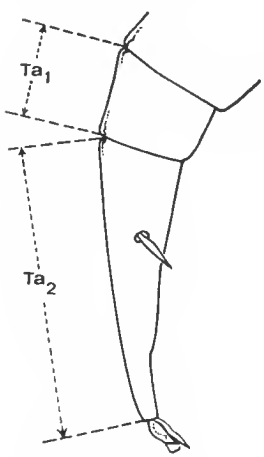
— 39 femelles adultes parthénogénétiques récoltées le 13-X-65 et le 5-VII-71 en Lorraine dans la région de Nancy (Pont-Saint-Vincent), sous des écorces de platanes.

— 29 femelles et 30 mâles adultes de la race bisexuée, prélevés sous des écorces de platanes dans la région parisienne (Suey-en-Brie) le 6-VI-71.

— 29 femelles et 24 mâles adultes de la race bisexuée, récoltés sur des aiguilles de cèdre, en Dordogne (Lamothe-Montravel) le 5-VI-73.

Choix des paramètres

1. Difficulté du choix des paramètres



Nous avons cherché à comparer des rapports de longueurs entre individus des races bisexuée et parthénogénétique montés entre lame et lamelle. La mesure de la longueur totale du corps n'a pu être choisie car elle varie énormément chez un même individu suivant son état d'extention ou de rétraction ; la largeur de la tête et des articles antennaires varie également suivant le degré d'aplatissement de l'animal sous la lamelle. Il était donc nécessaire de choisir des éléments anatomiques indéformables ; les articles des tarses, dont l'orientation reste satisfaisante sur les préparations, semblent constituer des éléments valables pour l'étude projetée.

Fig. 1. — Méthode de mensuration des tarses. Ta_1 : premier article du tarse ; Ta_2 : deuxième article du tarse.

Nous avons mesuré le rapport : longueur des articles tarsaux 1 + 2 de la patte 13/longueur du tarse de la patte 1. On sait que les Pénicillates sont les seuls Diplopodes possédant deux tarses à toutes les pattes, excepté à la première paire ; il semble que, comme

chez les Chilopodes, le tarse se soit divisé secondairement en deux articles. Nous avons donc mesuré la longueur de chaque article tarsal des pattes 1 et 13 entre les deux condyles d'articulation, le long de l'arête dorsale (fig. 1) ; la notation t_{13} correspond à la somme des longueurs des deux articles ainsi mesurés sur la patte 13.

Les mesures ont été faites à la chambre claire en utilisant des échelles étalonnées à l'aide d'un micromètre objectif. L'erreur absolue faite sur chacune des mesures des articles est de l'ordre du micron et les longueurs sont données en μ.

2. Symboles utilisés

— Patte 1 : x longueur de t_1 : $\bar{X}$ moyenne ; σ_x^2 variance.

— Patte 13 ; y longueur de t_1 ; $\bar{Y}$ moyenne ; σ_y^2 variance.

p = covariance ; r = coefficient de corrélation ; n = nombre d'individus de chaque échantillon.

Résultats obtenus

1. Moyennes, variances et coefficients de corrélation

Les valeurs des moyennes, des variances et des coefficients de corrélation obtenues pour les échantillons de la région parisienne, de Dordogne et de la région de Nancy (diagrammes de dispersion : fig. 2 et 3) sont indiquées dans le tableau I.

Tableau I

	Région parisienne		Dordogne		Région de Nancy
	♂	♀	♂	♀	♀ parth.
n	30	29	24	28	39
$\bar{X}$	95,20	104,55	95,25	104,14	96,36
σ_x^2	9,69	16,92	12,10	14,26	15,36
$\bar{Y}$	152,3	169,66	151,25	169,85	154,87
σ_y^2	17,60	30,08	26,27	25,84	40,20
p	5,36	12,46	12,68	10,16	19
r	0,41	0,55	0,71	0,53	0,765

Pour tous les échantillons observés la corrélation est positive, c'est-à-dire que les plus grandes valeurs de y correspondent aux plus grandes valeurs de x.

Le coefficient de corrélation est anormalement faible chez les mâles de la région parisienne et traduit une dispersion exagérée ; la corrélation est moyenne chez les femelles

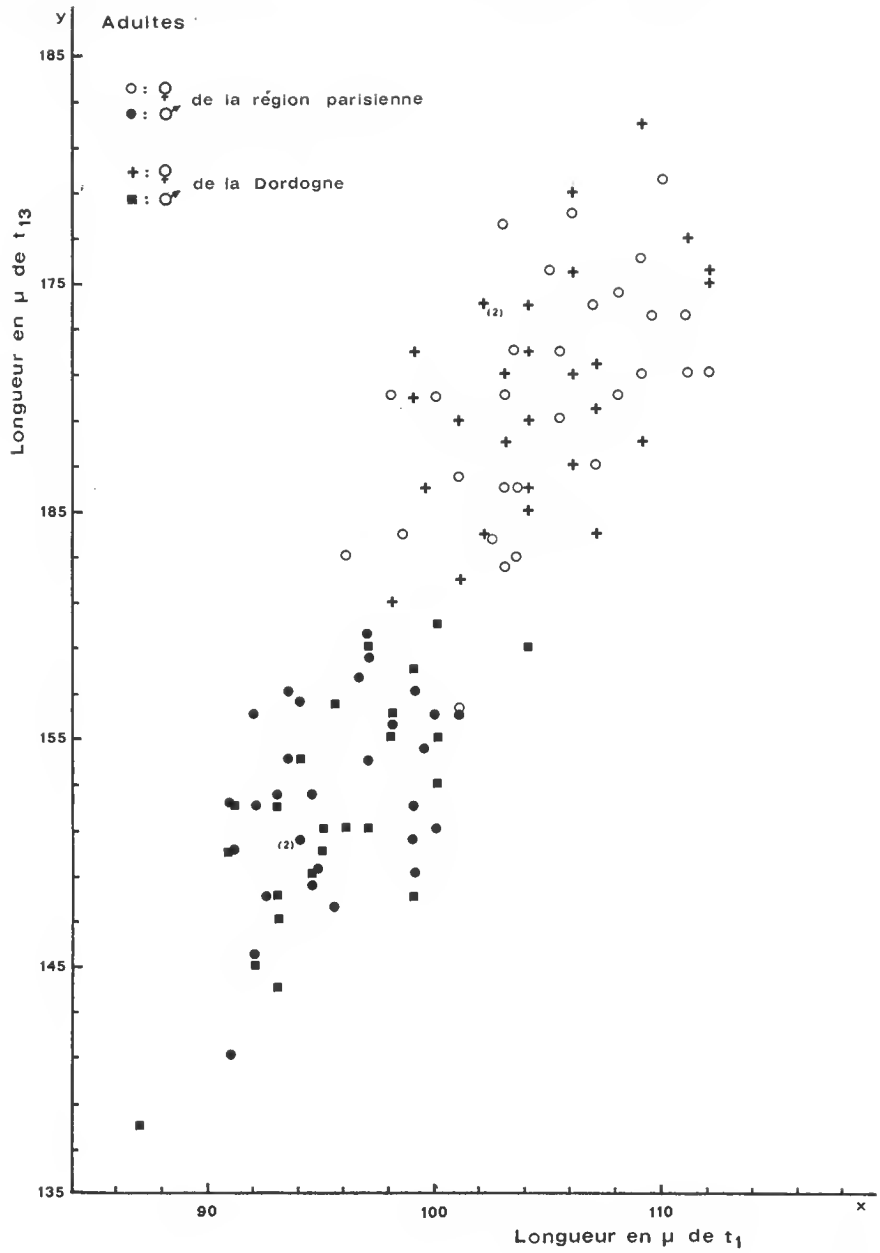


Fig. 2. — Diagramme de dispersion correspondant à l'indice morphométrique $\frac{t_{13}}{t_1}$.

de la race bisexuée de la région parisienne et de Dordogne car r est aussi près de 0 que de 1 ; par contre la corrélation se rapproche de 1 chez les ♂ de Dordogne et chez les ♀ parthénogénétiques : les points du nuage sont voisins de l'alignement.

2. Comparaison des moyennes des deux échantillons de la race bisexuée

Les moyennes $\bar{X}$ et $\bar{Y}$ des femelles et les moyennes $\bar{X}$ des mâles des deux échantillons étant pratiquement égales, leur comparaison est inutile. Par contre il existe entre les moyennes $\bar{X}$ des mâles une différence (1,05) qui doit être testée. Erreur type sur cette différence : 1,29 ; t de Student : 0,81. Cette valeur est très nettement inférieure à la limite T correspondant au nombre de degrés de liberté du t de Student (30 + 24 — 2 = 52), cette limite étant voisine de 2,6 pour 99 % de sécurité. La différence des moyennes des longueurs de t_{13} chez les mâles de Dordogne et de la région parisienne n'est donc pas significative.

Ainsi la preuve est faite que deux lots d'individus adultes de la race bisexuée provenant de deux régions éloignées ne présentent statistiquement pas de différence de longueur des articles tarsaux (pattes 1 et 13) ; on peut donc comparer l'un ou l'autre de ces deux échantillons à celui de la race parthénogénétique. Nous choisirons celui de la région parisienne.

3. Comparaison des moyennes et des variances des échantillons de la race bisexuée parisienne et de la race parthénogénétique de Nancy (tabl. II)

Tableau II

		t_1					
		♂		♀b		♀p	
t_{13}	♂			Δ_x = 9,35 sd = 0,95 t = 9,84 S	F = 1,74 NS	Δ_x = 1,16 sd = 0,88 t = 1,318 NS	F = 1,57 NS
	♀b	Δ_y = 17,36 sd = 1,28 t = 13,6 S	F = 1,712 NS			Δ_x = 8,19 sd = 0,98 t = 8,35 S	F = 1,32 NS
	♀p	Δ_y = 2,57 sd = 1,359 t = 1,89 NS	F = 2,26 S *	Δ_y = 14,79 sd = 1,5 t = 9,8 S	F = 1,11 NS		

Les échantillons sont comparés 2 à 2 ; dans chaque case, la moitié gauche correspond aux moyennes, la moitié droite aux variances.

♂ : 30 mâles de la race bisexuée ; ♀b : 29 femelles de la race bisexuée ; ♀p : 39 femelles de la race parthénogénétique ; Δ_x et Δ_y : différence des moyennes pour t_1 et t_{13} ; sd : erreur type de la différence des moyennes ; t : t de Student ; F : rapport des variances ; S : différence significative ; NS : différence non significative ; S : différence significative avec une sécurité de 95 %, mais douteuse pour une sécurité de 99 % (la valeur du seuil indiqué par les tables de Snedecor étant de 2,27).

En comparant les moyennes des longueurs de t_1 des trois échantillons d'une part et celles de t_{13} d'autre part, on constate :

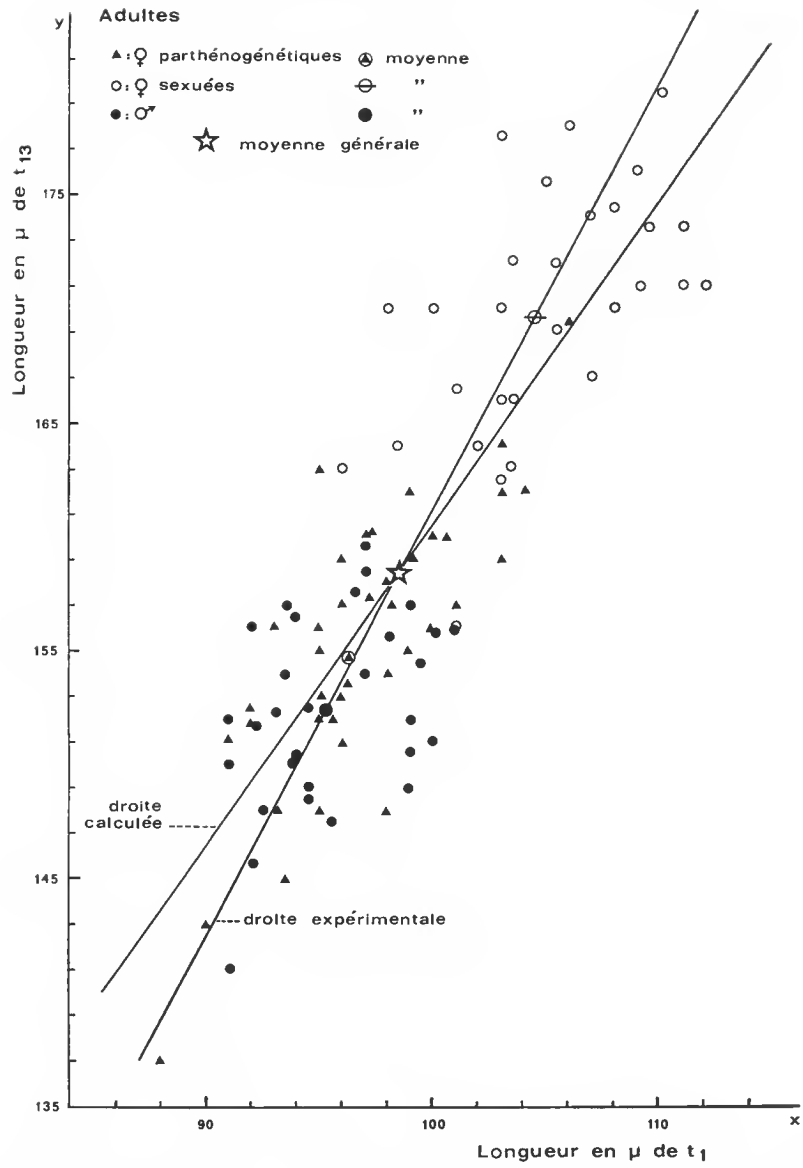


Fig. 3. — Diagramme de dispersion correspondant à l'indice morphométrique $\frac{t_{13}}{t_1}$ (sexués de Sucy-en-Brie).

— que les différences de ces moyennes sont significatives entre l'échantillon des ♀ de la race bisexuée et ceux des ♂ ou des ♀ parthénogénétiques.

— par contre, que les différences de ces moyennes entre les ♂ et les ♀ parthénogénétiques ne sont pas significatives.

Ces résultats sont identiques pour le tarse des pattes 1 et celui des pattes 13. On pourrait donc admettre que les ♀ de la race bisexuée constituent une population différente de celle des ♂ et des ♀ parthénogénétiques, qui appartiendraient à une population autonome.

Mais le test du rapport des variances montre qu'il n'y a pas de différence significative entre les ♀ de la race bisexuée et les ♀ parthénogénétiques tandis que, pour les ♂ et les ♀ parthénogénétiques, ce test est faiblement significatif à 95 % de sécurité, mais non à 99 %, et seulement pour les pattes 13 ; les conclusions déduites de la comparaison des moyennes paraissent ainsi contredites.

On aboutit donc à des résultats paradoxaux. La faible différence entre les pattes 13 des ♂ et des ♀ parthénogénétiques fournie par le test des variances peut s'expliquer par la forte dispersion de l'échantillon des ♂, dont le coefficient de corrélation est anormalement bas. Quoi qu'il en soit, l'interprétation qui paraît biologiquement la plus raisonnable est la suivante : tout se passe comme si l'ensemble des individus étudiés constituait une population unique, dans laquelle les ♀ de la race bisexuée formeraient un échantillon distinct par leurs dimensions significativement plus grandes que celles des ♂ et des ♀ parthénogénétiques, lesquels appartiendraient à un second échantillon défini par des dimensions significativement identiques (test des moyennes, sous réserve d'une justification ultérieure de la critique faite plus haut pour le test des variances).

Cette hypothèse est appuyée par l'examen du diagramme de dispersion de l'ensemble des échantillons, qui se présente comme un nuage elliptique allongé avec un axe expérimental passant par les points moyens des trois échantillons qui sont disposés pratiquement en ligne droite (fig. 3).

L'analyse statistique de ce diagramme permet d'en préciser la valeur.

4. Étude statistique de l'ensemble des échantillons mâles et femelles de la région parisienne et femelles parthénogénétiques de la région nancéienne

a — *Corrélation de l'ensemble des échantillons*

Il y a lieu de déterminer les classes avec des intervalles > 2 à cause du décalage des classes des ♂ par rapport à celles des ♀ ; l'intervalle 3 paraît convenir. Résultats des calculs : $\overline{X} = 98{,}4$, $\sigma_x^2 = 31{,}58$; $\overline{Y} = 158{,}5$, $\sigma_y^2 = 83{,}82$; $p = 42{,}2$, $r = 0{,}84$, $a = 1{,}4$.

La droite de régression de y en fonction de x, de pente égale à 1,4 est très voisine de la droite expérimentale (si la corrélation était parfaite, on aurait : $a = \frac{\sigma_y}{\sigma_x} = 1{,}65$ avec la formule de Tessier).

Le coefficient de corrélation 0,84 est plus élevé que ceux correspondant aux trois échantillons étudiés séparément (♂ et ♀ de la race bisexuée, ♀ parthénogénétiques) ; il permet donc d'admettre l'existence d'une population unique.

Cette conclusion peut être contrôlée par l'étude statistique du rapport $\frac{t_{13}}{t_1}$.

b — *Comparaison des moyennes du rapport des longueurs des tarses entre les ♀ parthénogénétiques, les ♀ bisexuées et les ♂* (tabl. III).

TABLEAU III

	♂	♀b
♀b	$\Delta_x = 0{,}022$ sd = 0,0164 t = 1,34 NS	
♀p	$\Delta_x = 0{,}006$ sd = 0,0134 t = 0,462 NS	$\Delta_x = 0{,}016$ sd = 0,029 t = 0,552 NS

♂ : 30 mâles de la race bisexuée ; ♀b : 29 femelles de la race bisexuée ; ♀p : 39 femelles de la race parthénogénétique. Δ_x : différence des moyennes du rapport $\frac{t_{13}}{t_1}$; sd : erreur type de la différence des moyennes ; t : t de Student ; NS : différence non significative.

Si l'on considère les moyennes des valeurs du rapport : t_{13}/t_1 pour les trois échantillons constitués par les ♂, les ♀ de la race bisexuée et les ♀ parthénogénétiques, on constate que ces moyennes ne peuvent être considérées comme significativement différentes. Les trois échantillons paraissent donc appartenir, d'après ce rapport, à une même population statistique.

Si cette conclusion est valable, les valeurs individuelles calculées doivent correspondre à une distribution normale lorsqu'on les réunit dans un même ensemble. L'analyse de cet ensemble nécessite la détermination de classes. La valeur de celles-ci, compte tenu de la valeur de l'erreur commise sur les mesures de t_{13} et t_1, a été arrêtée à 0,05. L'histogramme de la figure 4 traduit la distribution expérimentale correspondante.

A priori cet histogramme n'est pas en contradiction avec l'hypothèse d'une distribution normale, mais le test du χ^2 doit permettre de vérifier si cette impression est correcte ; il a été déterminé en utilisant la méthode indiquée par LAMOTTE (1957) [1].

1. Comme la moyenne des classes est 1,6075, on peut la confondre avec le point médian 1,61 sans altérer sensiblement la validité des données ; on a donc $x = \frac{L-1{,}61}{\sigma}$ et les valeur de $\Theta(x)$ sont données directement par le tableau A (p. 39) de LAMOTTE.

TABLEAU IV

L	X	f	t	ft	ft^2	$\mathcal{X}$	$\Theta(\mathcal{X})$	$\frac{\Delta\Theta(\mathcal{X})}{2}$	f_{th} $\frac{\Delta\Theta(\mathcal{X})}{2} \times 98$	f	$(f-f_{th})$	$\chi^2 = \frac{(f-f_{th})^2}{f_{th}}$
								0,006	0,59	0		
1,735						+ 2,5	0,988					
	1,71	6	2	12	24			0,059	5,8	6	0,2	$\frac{0,04}{5,8} = 0,069$
1,685						+ 1,5	0,87					
	1,66	23	1	23	23			0,245	24,01	23	1	$\frac{1}{24} = 0,0417$
1,635						+ 0,5	0,38					
	1,61	35	0	0	0			0,38	37,2	35	2,2	$\frac{4,84}{37,2} = 0,13$
1,585						− 0,5	0,38					
	1,56	28	− 1	− 28	28			0,245	24,01	28	4	$\frac{16}{24} = 0,666$
1,535						− 1,5	0,87					
	1,51	6	− 2	− 12	24			0,059	5,8	6	0,2	$\frac{0,04}{5,8} = 0,069$
1,485						− 2,5	0,988					
								0,006	0,59	0		
		98		− 5	99			1,000	98,00			0,9757

L : limites de classes ; X : points médians des classes ; f : fréquences ; $t = \frac{X-1,61}{0,05}$, variable de travail ; $x = \frac{L-1,61}{\sigma}$, abeisse réduite ; f_{th} : fréquences théoriques.

On a donc entre les deux distributions une divergence égale à 0,9757 ; le nombre de degrés de liberté est ici : 5 — 3 = 2, car la distribution théorique doit obéir à trois conditions : $\Sigma f_{th} = \Sigma f = 98$, $\overline{X} = 1,61$ et $\sigma = 0,05$. Or, la valeur limite du paramètre χ^2 correspondant à une probabilité de moins de 5 % de désaccord, pour 2 degrés de liberté est 5,99, très nettement supérieure à 0,97 ; la divergence ne s'oppose donc pas à ce que la population étudiée soit considérée comme ayant une distribution normale. La superposition à l'histogramme de la courbe représentative de cette distribution (fig. 4) a été réalisée en utilisant comme ordonnées les fréquences théoriques calculées ; elle s'adapte de façon très satisfaisante à l'histogramme.

CONCLUSION

Cette étude apporte la confirmation de l'hypothèse d'une population unique. Donc, statistiquement on ne pourrait considérer les femelles parthénogénétiques comme appar-

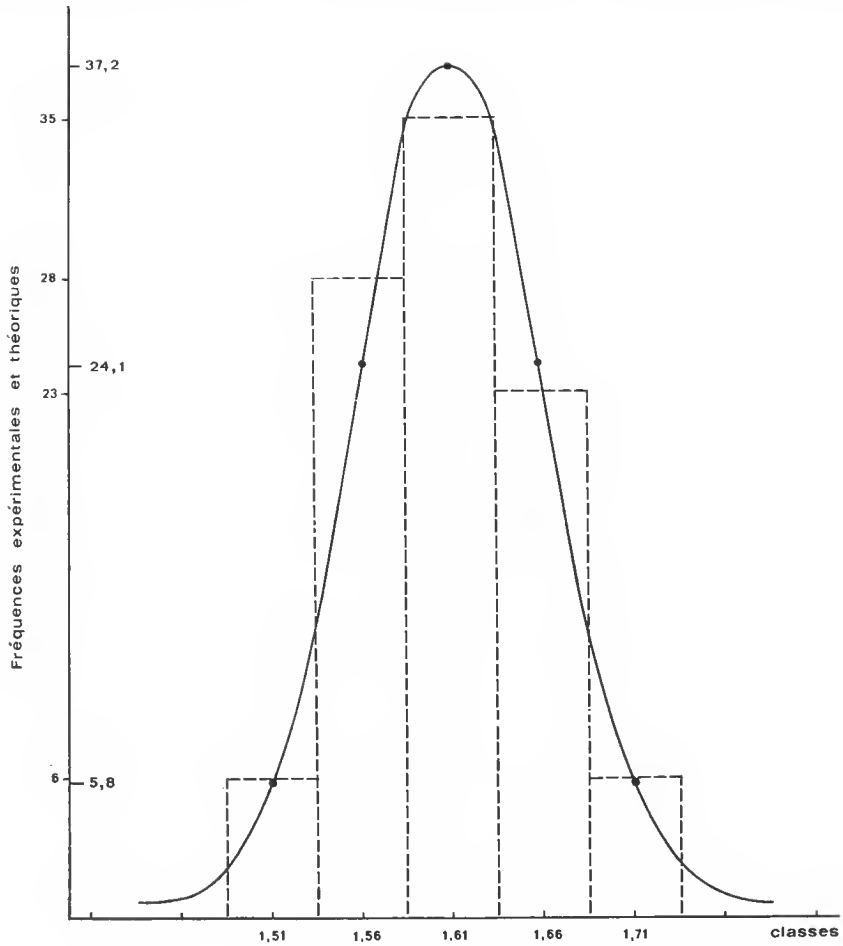


Fig 4. — Histogramme de la répartition expérimentale du rapport $\frac{t_{13}}{t_1}$ et courbe normale ajustée relative à la répartition théorique : cette courbe a été construite en utilisant les fréquences théoriques calculées.

tenant à une espèce distincte ; mais ces femelles diffèrent de celles de la race bisexuée par les dimensions significativement plus faibles, pratiquement identiques à celles des mâles de cette race.

II. BIOMÉTRIE DE LA CROISSANCE CHEZ LES DEUX RACES

L'étude porte sur la croissance absolue du tarse de la patte 1 et des articles tarsaux de la patte 3, ainsi que sur la variation du rapport des longueurs de ces tarses.

Matériel

Les récoltes d'individus larvaires furent effectuées pendant les mois de mai-juin 1971 et 1972, à Sucy-en-Brie pour la race bisexuée, à Toul et Pont-Saint-Vincent pour la race parthénogénétique.

Les individus adultes proviennent de Sucy-en-Brie et de Pont-Saint-Vincent ; ils ont été utilisés pour l'étude biométrique précédente.

Polyxenus lagurus a sept stades larvaires. De l'éclosion au stade V inclus, les échantillons ont été constitués par une soixantaine d'individus de chaque stade, comprenant à part égale des larves des deux races ; du stade VI au stade adulte, pour lesquels le sexe des spécimens est reconnaissable extérieurement, un lot de 30 femelles parthénogénétiques, un lot de 30 mâles et un lot de 30 femelles de la race bisexuée ont été employés pour chaque stade. Les diagrammes des figures 5 à 10 et les courbes de croissance de la figure 11 s'appliquent à la race bisexuée de Sucy-en-Brie et à la race parthénogénétique de Toul et Pont-Saint-Vincent.

Choix des paramètres

Nous avons utilisé la longueur du tarse de la patte 1 (t_1) et des articles tarsaux 1 + 2 de la patte 3 (t_3). Celle-ci a été choisie parce qu'elle existe à tous les stades. Comme pour l'étude biométrique faite chez les adultes des deux races, l'arête dorsale de chaque article tarsal entre les deux condyles d'articulation a été mesurée.

Les longueurs sont données en μ. Pour chaque stade, la moyenne et l'écart type des termes du rapport, puis le coefficient de corrélation r, ont été calculés.

Les symboles utilisés sont les mêmes que précédemment, x étant la longueur de t_1 et y la longueur de t_3.

Résultats obtenus

1. Moyennes, variances et coefficients de corrélation

a — Pour chaque stade du développement postembryonnaire représenté par un échantillon des deux races mélangées, les moyennes, variances et coefficients de corrélation sont indiqués dans le tableau V.

Tableau V

Stades	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII *
n	61	58	61	58	59	90	91	98
$\overline{X}$	75,25	72,03	75,36	79	82,56	90,29	96,98	98,35
σ_x^2	19,16	13,44	8,96	17,09	20,30	15,68	15,42	29,56

Stades	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII*
$\bar{Y}$	103,5	98,4	99,82	104,5	109,68	120,10	130	132,5
σ_y^2	18,09	21,08	9,76	13,07	22,30	23,69	26,23	71,24
p	15,41	14,20	7,00	12,21	19,08	12,92	15,76	39,78
r	0,83	0,84	0,75	0,82	0,90	0,67	0,78	0,87

* Le stade VIII correspond au stade adulte.

b — A l'intérieur de chaque stade, les moyennes, variances et coefficients de corrélation correspondant à un échantillon de chaque race sont indiqués dans le tableau VI.

TABLEAU VI

Stades	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
				Race bisexuée				
n	31	30	30	28	33	60	60	60
$\bar{X}$	71,74	69,47	72,33	76,29	82,15	89,47	96,77	99,70
σ_x^2	8,19	4,25	5,36	7,35	14,49	15,32	14,28	6,11
$\bar{Y}$	100,13	95	98,73	102,14	109,85	120,47	130,93	134,83
σ_y^2	9,79	10,87	9,26	6,98	17,90	27,52	29,86	8,86
p	6,74	4,53	5,42	5,39	13,47	16,72	17,78	47,68
r	0,753	0,67	0,77	0,75	0,84	0,81	0,86	0,88
				Race parthénogénétique				
n	30	28	31	30	26	31	31	38
$\bar{X}$	79,07	74,79	76,26	81,80	83,08	91,67	97,52	96,42
σ_x^2	4,67	8,67	4,58	11,09	28,46	13,36	15,22	15,40
$\bar{Y}$	106,94	101,57	101,06	106,67	19,46	119,40	128,23	128,74
σ_y^2	5,53	10,10	7,35	8,29	32,71	17,97	14,37	34,14
p	2,60	7,19	3,08	6,40	27,50	12,67	10,46	16,53
r	0,51	0,77	0,53	0,67	0,90	0,82	0,71	0,72

c — Pour les trois derniers stades postembryonnaires, seules les moyennes correspondant aux ♂ et aux ♀ de la race bisexuée sont indiquées dans le tableau VII.

TABLEAU VII

	Stades	VI	VII	VIII
♀	n	30	30	30
	$\bar{X}$	91,54	99,27	104,53
	$\bar{Y}$	123,20	134,67	142,07
♂	n	30	30	30
	$\bar{X}$	87,26	94,33	94,87
	$\bar{Y}$	118,06	127,47	127,67

2. **Interprétation des résultats**

a — *Larves du stade I (3 paires de pattes)* ($n = 61$) (diagramme de dispersion : fig. 5 A)

La corrélation globale, satisfaisante, traduit l'existence d'une population unique (tabl. V). Toutefois le diagramme de dispersion et les moyennes obtenues pour chaque race (tabl. VI) indiquent que les tarses des individus de la race parthénogénétique ont une longueur supérieure à celle des individus de la race bisexuée. La différence des moyennes est hautement significative :

pour t_1 : sd = 0,662 et t = 11,068 S [1]
pour t_3 : sd = 0,722 et t = 9,420 S

La corrélation est moins bonne pour les individus de la race parthénogénétique que pour ceux de la race bisexuée et les corrélations partielles sont nettement inférieures à la corrélation de l'échantillon global, d'où la conclusion : larves I de la race bisexuée et larves I de la race parthénogénétique appartiennent à une même population ; toutefois, à l'intérieur de celle-ci, les larves de la race parthénogénétique constituent un échantillon dont les tarses sont significativement plus grands que ceux des larves de la race bisexuée.

b — *Larves du stade II (4 paires de pattes)* ($n = 58$) (diagramme de dispersion : fig. 5 B)

La corrélation globale est très voisine de celle obtenue pour les individus à 3 paires de pattes et elle conduit à la même conclusion.

Ici encore la longueur des tarses des individus parthénogénétiques est supérieure à celle des individus bisexués. La différence des moyennes est hautement significative :

pour t_1 : sd = 0,675, t = 7,875 S
pour t_3 : sd = 0,686, t = 9,58 S

Ainsi la comparaison des coefficients de corrélation (global et partiel) de même que celle des moyennes des longueurs conduisent, pour les tarses des larves II, aux mêmes conclusions que pour les larves I.

1. Voir légende du tableau II.

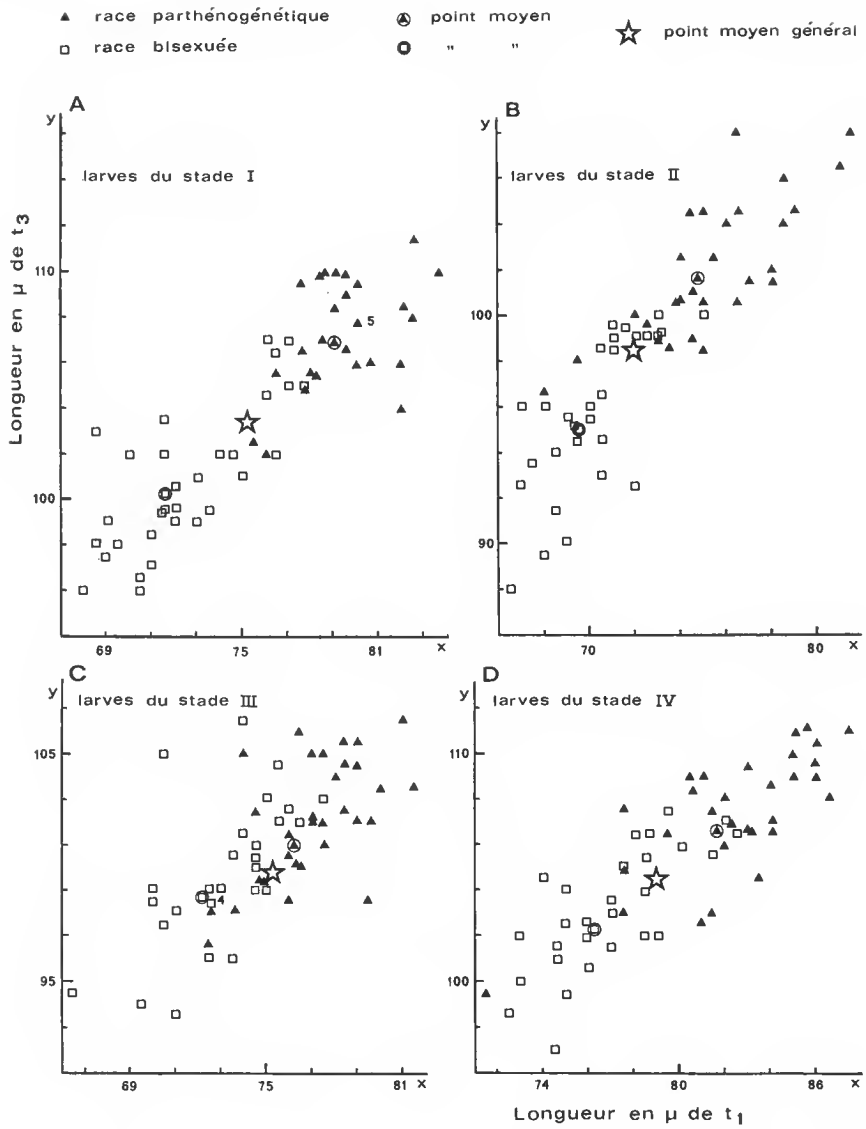


Fig. 5. — Diagrammes de dispersion correspondant à l'indice morphométrique $\frac{t_3}{t_1}$.

e — *Larves du stade III (5 paires de pattes)* ($n = 61$) (diagramme de dispersion : fig. 5 C)

Le diagramme traduit un échantillonnage particulièrement hétérogène qui suggère l'hypothèse suivante : c'est au stade III que les gonades de la race bisexuée se différencient ; il est donc possible que les larves ♂ et ♀ présentent une croissance dysharmonique.

Comme pour les stades précédents, la différence des moyennes entre les tarses des larves parthénogénétiques et de la race bisexuée est hautement significative :

pour t_1 : sd = 0,58, t = 6,77 S
pour t_3 : sd = 0,75, t = 3,11 S

d — *Larves du stade IV (6 paires de pattes) (n = 58)* (diagramme de dispersion : fig. 5 D)

Les deux échantillons des larves parthénogénétiques et bisexuées sont nettement distincts, encore qu'un chevauchement notable des nuages de points reste visible ; mais la valeur du coefficient de corrélation (tabl. V) indique que les échantillons appartiennent à la même population.

e — *Larves du stade V (8 paires de pattes) (n = 59)* (diagramme de dispersion : fig. 6)

Les moyennes des longueurs des t_1 et t_3 pour les 2 races sont très voisines (tabl. VI),

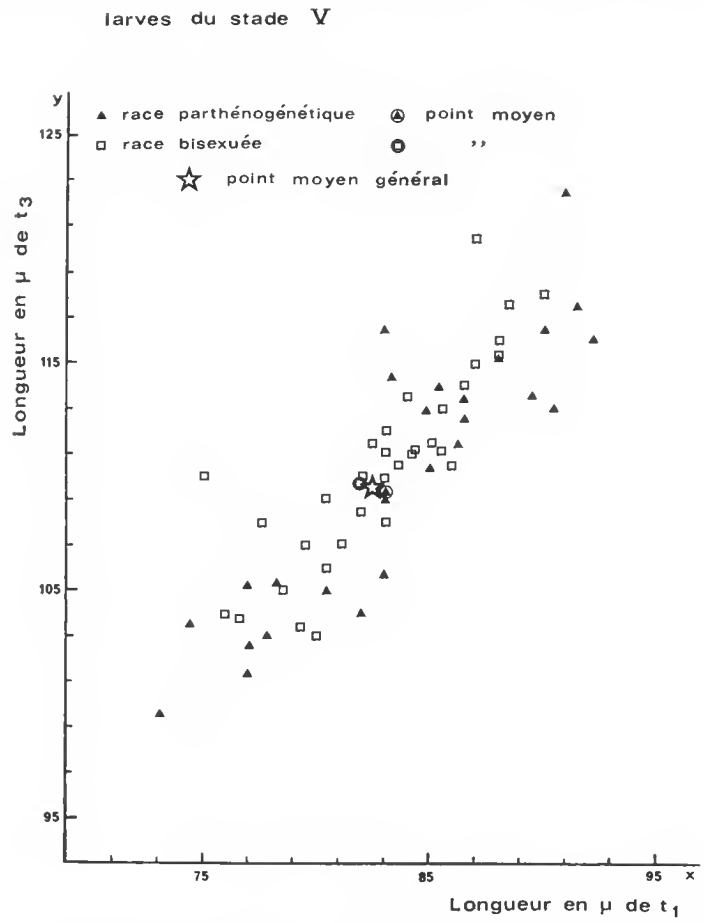


Fig. 6. — Diagramme de dispersion correspondant à l'indice morphométrique $\frac{t_3}{t_1}$.

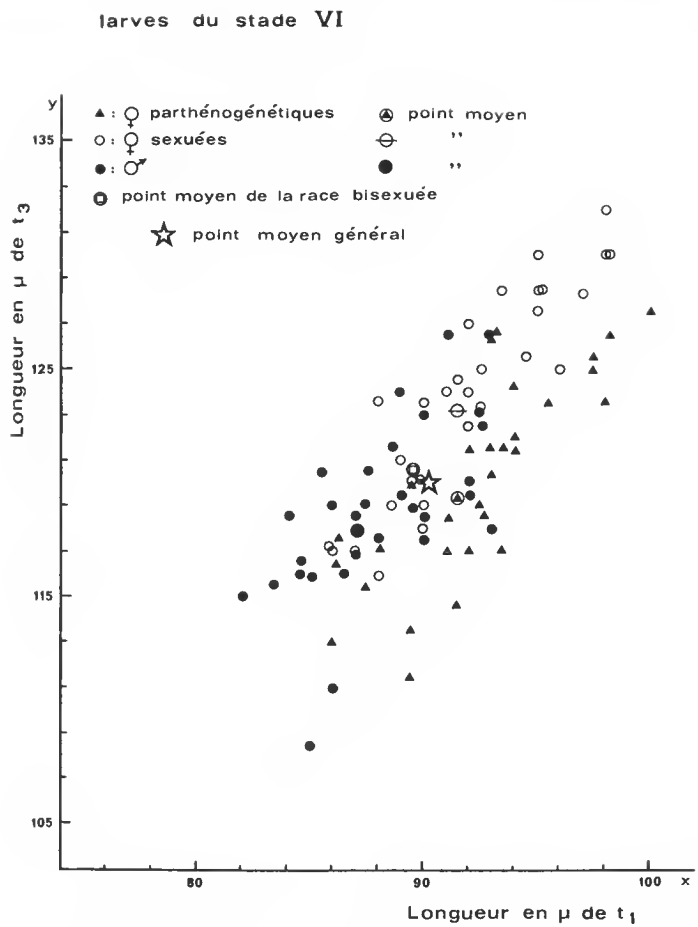


Fig. 7. — Diagramme de dispersion correspondant à l'indice morphométrique $\frac{t_3}{t_1}$.

et l'on constate un étirement des deux nuages, dont le chevauchement reste important : il est probable qu'il résulte du ralentissement relatif de la croissance des larves ♂, qui sont reconnaissables au stade suivant, et de l'accélération de la croissance des larves ♀ sexuées. Les diagrammes de dispersion des stades suivants confirment cette interprétation.

f — *Larves du stade VI* (*10 paires de pattes*) ($n = 90$) (diagramme de dispersion : fig. 7)

On remarquera que le coefficient de corrélation globale (tabl. V) est moins élevé que celui du stade précédent ; en outre, le calcul des coefficients de corrélation pour chaque race donne : 0,8143 pour la race bisexuée et 0,8175 pour la race parthénogénétique (tabl. VI). La plus faible valeur du coefficient de corrélation globale résulte du décalage vers la droite

du nuage correspondant à la race parthénogénétique. Toutefois, les tests de la différence des moyennes et du rapport des variances ne sont pas significatifs :

pour t_1 : sd = 0,866, t = 2,541 S[1] ; F = 1,13 NS
pour t_3 : sd = 1,115, t = 0,956 NS ; F = 1,505 NS

L'anomalie observée est donc imputable au hasard de l'échantillonnage.

g — *Larves du stade VII (12 paires de pattes) (n = 91)* (diagramme de dispersion : fig. 8)

Le coefficient de corrélation de la race parthénogénétique : 0,71 est plus faible que celui

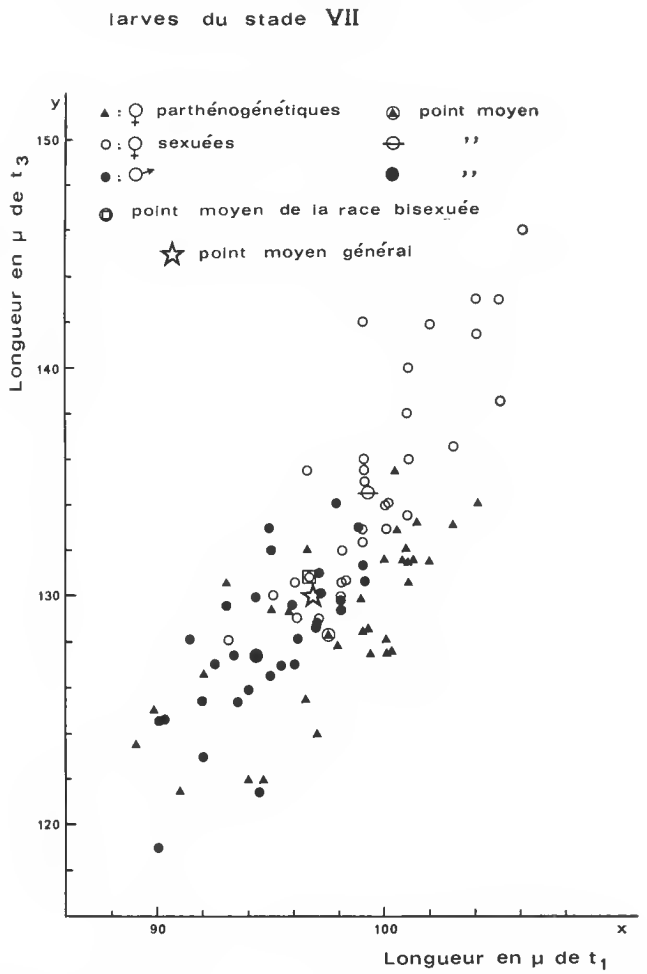


Fig. 8. — Diagramme de dispersion correspondant à l'indice morphométrique $\frac{t_3}{t_1}$.

1. Significatif pour une sécurité de 95 %.

de la race bisexuée : 0,86 (tabl. VI). Pour le tarse de la patte 1, les tests de la différence des moyennes et du rapport des variances ne sont pas significatifs (sd = 0,855, t = 0,876 ; F = 1,083) ; pour les tarses de la patte 3, ils sont à peine significatifs (entre 95 et 99 %) (sd = 111, t = 2,44 ; F = 2,045) et peuvent être imputés à des erreurs de mesures ; les deux races peuvent être considérées comme provenant d'une même population.

h — *Adultes* (*13 paires de pattes*) (*n* = *98*) (diagramme de dispersion : fig. 9)

L'accroissement de taille pour les tarses 1 et 3 est faible par rapport au stade précédent et correspond à l'acquisition d'une seule paire de pattes. La comparaison des moyennes donne une différence significative pour le tarse 3 seulement :

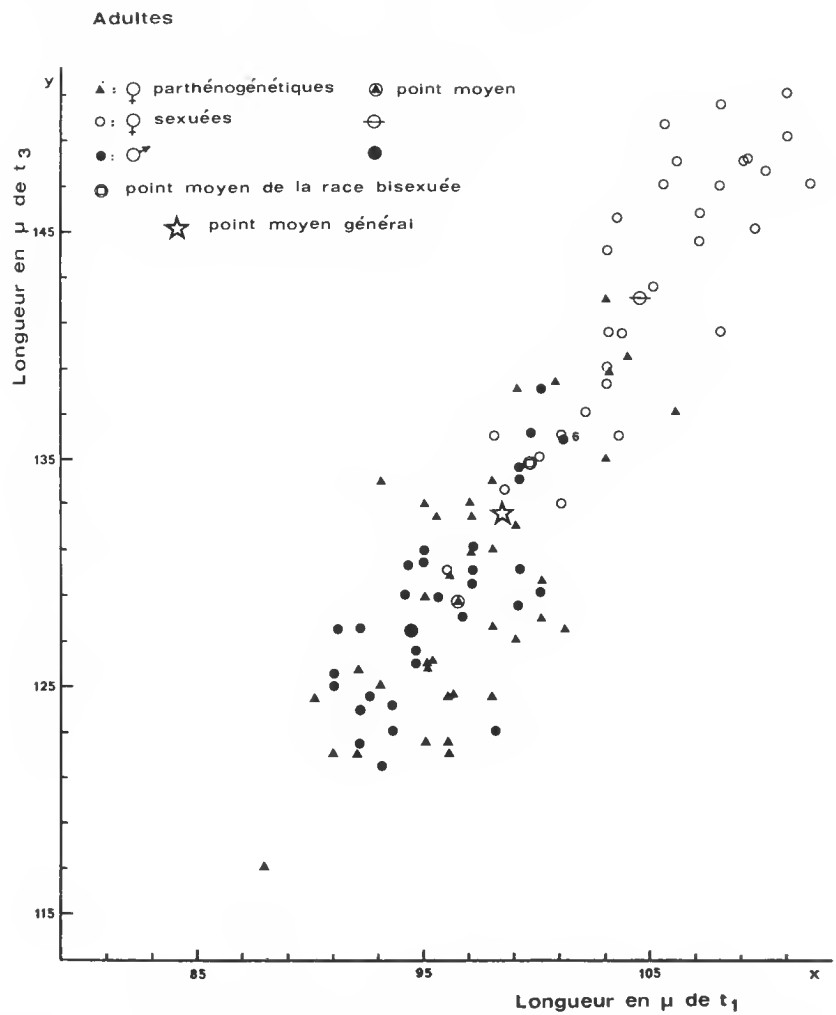


Fig. 9. — Diagramme de dispersion correspondant à l'indice morphométrique $\frac{t_3}{t_1}$.

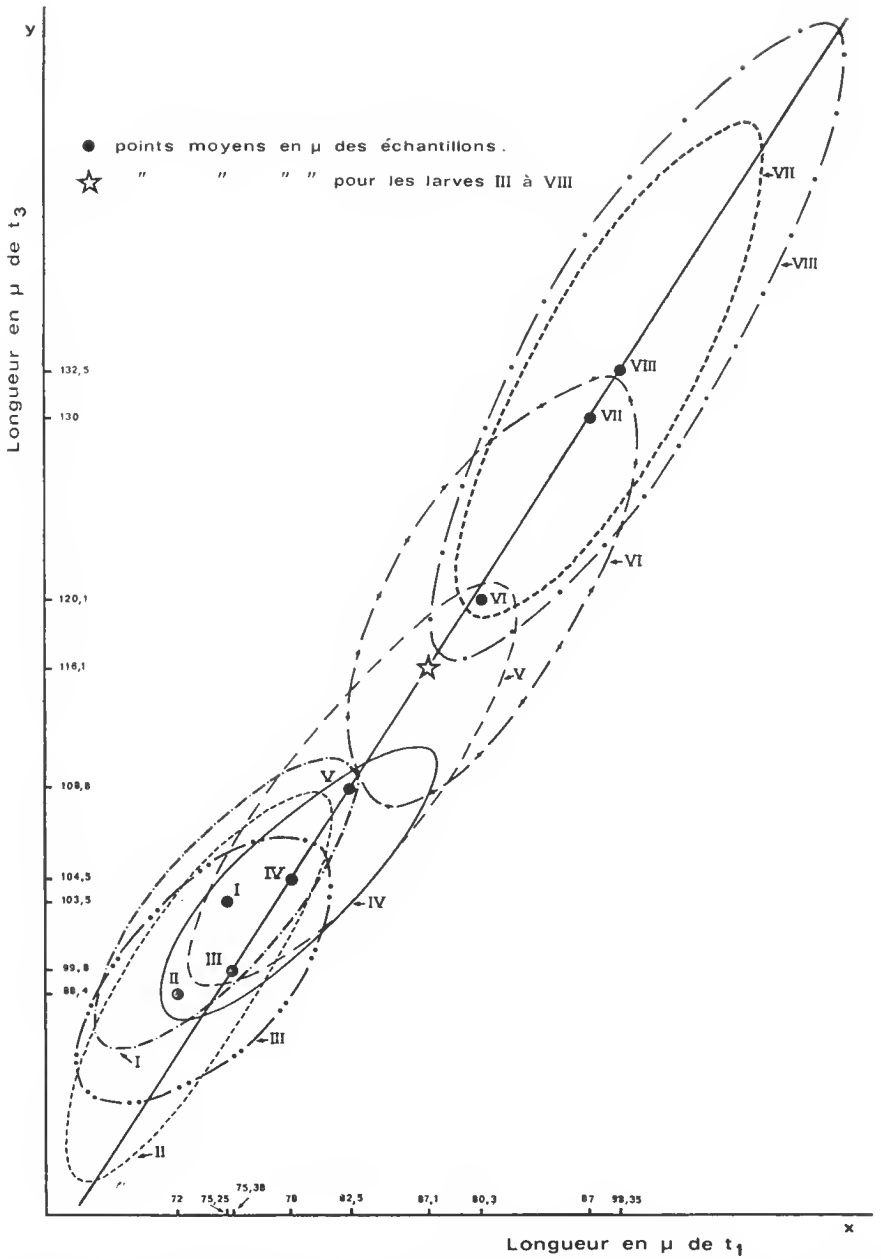


Fig. 10. — Diagrammes de tous les stades du développement postembryonnaire de *P. lagurus*, représentés par les « ellipses » entourant les nuages de dispersion des deux races réunies, avec droite de régression correspondant aux moyennes des stades larvaires III à VIII.

pour t_1 : sd = 0,7, t = 1,96 : signification douteuse
pour t_3 : sd = 1, t = 2,5 S

Toutefois, contrairement aux mâles et aux femelles parthénogénétiques, les femelles adultes de la race bisexuée subissent un net accroissement par rapport aux stades précédents (tabl. VI et VII). Pour les tarses des pattes 1 et 3, la différence des moyennes entre les ♀ adultes et préadultes de la race bisexuée est hautement significative :

pour t_1 : sd = 0,99, t = 5,30 S
pour t_3 : sd = 1,30, t = 5,70 S

En résumé, les courbes de croissance (fig. 11) montrent un très net ralentissement de la croissance absolue des tarses au cours de l'intermue préparant le stade adulte. Sur le graphique de la figure 10, on constate même que le nuage correspondant aux adultes à 13 paires de pattes enveloppe celui des larves à 12 paires de pattes ; cela pourrait laisser supposer que le taux de croissance n'est pas significativement différent de zéro. Or, le test des moyennes montre que la différence de longueur entre les tarses 3 des femelles sexuées à 12 et à 13 paires de pattes est seule significative ; la croissance des tarses est donc pratiquement terminée pour les mâles et pour les femelles parthénogénétiques à partir du stade à 12 paires de pattes [1] ; seules les femelles de la race bisexuée montrent encore une croissance positive des tarses lors de la mue aboutissant au stade adulte.

D'autre part, la comparaison des diagrammes de dispersion relatifs aux pattes 1/3 et 1/13 montre la même répartition des mâles et femelles de la race bisexuée et des femelles parthénogénétiques ; il est donc vraisemblable que cette répartition se retrouverait pour les autres pattes ; autrement dit, la croissance de celles-ci doit obéir à la même loi.

Croissance des tarses au cours des deux premières mues larvaires (stades I à III)

1. Stades I à II

La figure 5 et les moyennes des tableaux V et VI montrent que les tarses des pattes 1 et 3 des individus à 3 paires de pattes (stade I) sont plus grands que ceux des individus à 4 paires de pattes (stade II). Cette différence est-elle significative ? La comparaison des moyennes et des variances répond à la question :

pour t_1 : sd = 0,75, t = 4,35 S ; F = 1,424 NS
pour t_3 : sd = 0,82, t = 6,24 S ; F = 1,167 NS

Les différences des moyennes étant hautement significatives pour les longueurs des tarses 1 et 3 des larves I et II, ces tarses constituent deux échantillons distincts, ceux des larves I étant vraiment plus grands que ceux des larves II. Mais les rapports des variances ne sont pas significatifs ; il faut donc admettre que les deux échantillons appartiennent à une même population, à l'intérieur de laquelle on observe une diminution de la longueur des tarses 1 et 3 au cours de la première intermue. Ce résultat paradoxal est interprété dans les remarques qui suivent l'étude biométrique (cf. p. 1607, § 2).

1. Si l'on considère les adultes n'ayant pas subi de mue supplémentaire.

2. Stades II à III

Les moyennes relatives aux tarses du stade larvaire III (tabl. V) sont légèrement supérieures à celles du stade II ; la comparaison de leurs moyennes et de leurs variances donne :

pour t_1 : sd = 0,62, t = 5,40 S ; F = 1,50 signification douteuse
pour t_3 : sd = 0,72, t = 1,96 NS ; F = 2,16 S

Nous en concluons qu'il y a une augmentation de la taille des tarses des pattes 1 et 3 entre les stades larvaires II et III.

3. Stades I à III

a — *Races parthénogénétique et bisexuée séparées*

Le tableau VI indique, pour la race bisexuée des stades larvaires I et III, une moyenne des longueurs t_1 et t_3 sensiblement voisine, en revanche la comparaison des moyennes relatives aux tarses des larves parthénogénétiques montre une différence hautement significative :

pour t_1 : sd = 0,56, t = 5,02 S
pour t_3 : sd = 0,66, t = 8,87 S

b — *Races parthénogénétique et bisexuée mélangées*

Entre les stades larvaires I et III (tabl. V) la longueur du tarse de la patte 1 est sensiblement la même que celle des individus à 3 paires de pattes ; par contre, la somme des articles 1 + 2 du tarse de la patte 3 est inférieure à celle des individus à 3 paires de pattes. Afin de vérifier si l'accroissement de taille est significatif entre les stades I et III nous avons comparé les moyennes et les variances :

pour t_1 : sd = 0,685, t = 0,16 NS ; F = 2,138 S
pour t_3 : sd = 0,681, t = 5,40 S ; F = 1,853 S

En conclusion, au stade III, le tarse de la patte 1 a retrouvé la dimension du stade I, tandis que celui de la patte 3 n'a pas encore repris sa longueur initiale ; en outre, le test des variances, significatif pour les deux tarses, indique qu'on ne peut considérer les deux échantillons (larves I et larves III) comme appartenant à la même population ; on est ainsi conduit à considérer que le stade I représente, dans le développement postembryonnaire de *Polyxenus lagurus*, une étape originale, nettement différente des autres stades par une potentialité de croissance plus faible qui est révélée par la première mue larvaire. La larve II résultant de cette mue se distingue de la larve III par un test de variances douteux pour t_1, non significatif pour t_3 ; elle n'est donc pas encore assimilable, statistiquement, à la population globale établie à partir du stade III (si l'on considère seulement les longueurs absolues des articles des tarses 1 et 3).

L'anomalie est nettement marquée sur les courbes de croissance des t_1 et t_3 (fig. 11, palier inférieur entre stade I et stade III).

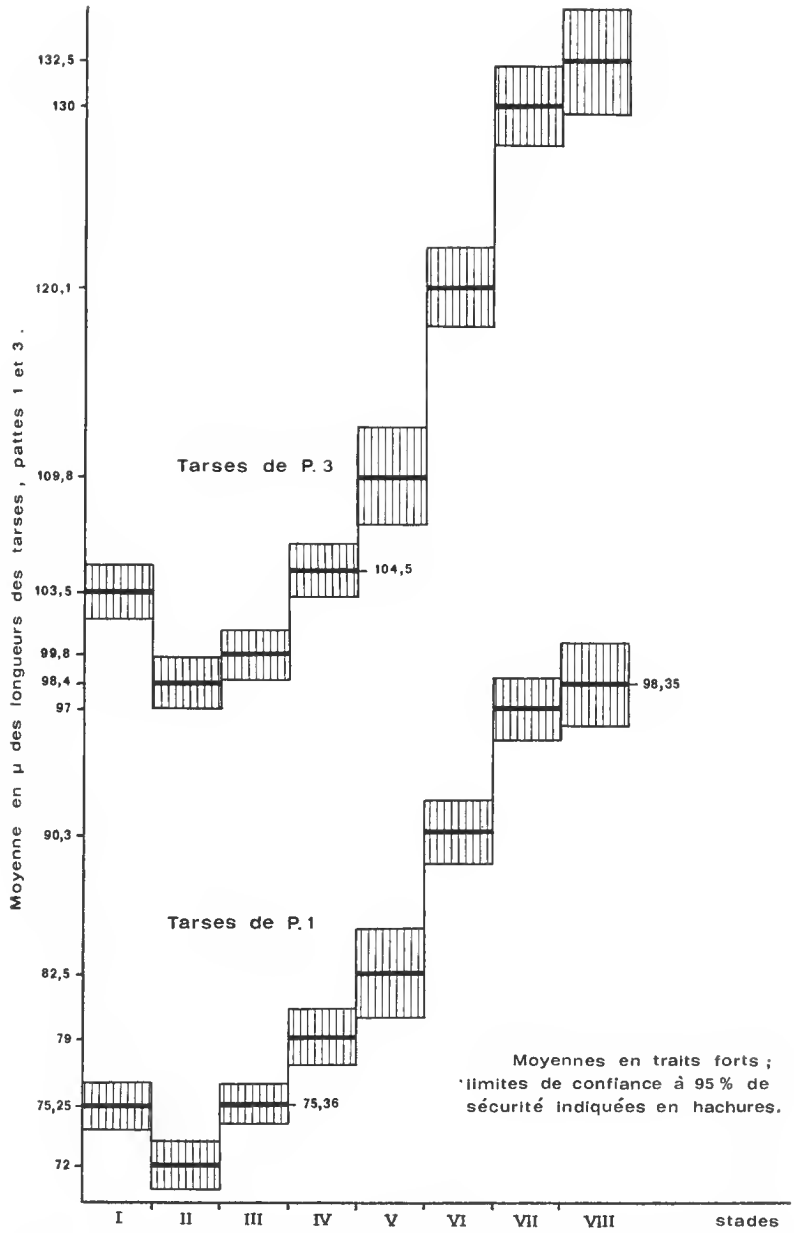


Fig. 11. — Courbes de croissance absolue des tarses des pattes 1 et 3.
(Les stades sont représentés conventionnellement sans tenir compte de leur durée réelle.)

Croissance des tarses du stade III au stade VIII

L'examen du graphique (fig. 10) montre que les points moyens des stades III à VIII sont situés sur une droite, celui du stade II s'en éloignant légèrement. Une analyse biométrique des moyennes des échantillons des stades II à VIII s'impose donc : $\bar{X} = 87,12$, $\sigma_x^2 = 87,12$; $\bar{Y} = 116,1$, $\sigma_y^2 = 153,23$; $p = 108,196$; $r = 0,9997$ avec une sécurité $>$ à 99 %.

La corrélation est parfaite entre les longueurs de t_1 et t_3. Les points moyens sont situés sur une droite de coefficient angulaire $\alpha = 1,415$. La croissance des tarses suit donc une loi linéaire à partir du stade III jusqu'au stade VIII.

Conclusion

Les résultats de cette étude biométrique sont résumés par les figures 10 et 11 ; la première représente les diagrammes de dispersion des divers stades rassemblés, la seconde les courbes de croissance des tarses 1 et 3. Ces résultats conduisent aux remarques générales suivantes :

1. La croissance de la moyenne des deux races mélangées de *Polyxenus lagurus* suit une loi linéaire à partir du stade III ; la croissance du stade II est très proche de cette loi, contrairement à celle du stade I. Ce premier stade larvaire représente une population différente, comme le suggère la remarque suivante.

2. Il y a diminution significative de la taille des tarses entre la première et la deuxième larve. L'individu sorti de l'œuf paraît posséder un faible potentiel de développement, puisqu'il n'acquiert au stade suivant qu'un seul métamère avec les appendices correspondants, mais pas de nouveau tergite ni de panaches paratergaux. On peut supposer que les aliments ingérés au cours de la première intermue ne sont pas suffisants pour permettre à la fois la formation complète du nouveau métamère et la régénération normale des appendices préexistants.

L'intermue qui succède est plus courte que la précédente ; elle ne permet pas à l'animal de rattraper tout à fait la première larve pour la taille du tarse de la patte 3 ; par contre, le tarse de la patte 1 retrouve sa longueur initiale.

3. Les individus parthénogénétiques naissent avec des tarses plus grands que les individus de la race bisexuée ; ils conservent cette supériorité de taille au stade II. Au stade III, l'écart diminue : le diagramme de dispersion montre que certains tarses des individus de la race bisexuée ont une taille identique à celle des parthénogénétiques ; ils appartiennent sans doute à de futures femelles. Nous savons, en effet, que la différenciation des gonades a lieu à ce stade ; elle s'accompagnerait donc d'une accélération de la croissance pour les individus du sexe femelle. Le phénomène s'accentue au stade à 6 paires de pattes.

Aux stades à 8 et 10 paires de pattes, les moyennes des deux races sont très voisines. Les femelles à 10 paires de pattes de la race bisexuée ont des longueurs de tarses supérieures pour les pattes 1 et 3.

Aux stades à 12 et 13 paires de pattes, les femelles parthénogénétiques et les mâles sont très rapprochés et la moyenne du rapport des longueurs des tarses pour la race bisexuée dépasse celle de la race parthénogénétique.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les études statistiques précédentes permettent de dégager les conclusions principales suivantes :

1. Les individus de la race bisexuée, provenant de lieux géographiques éloignés en France (Bassin parisien — Dordogne) sont biométriquement identiques. La distribution géographique de cette « race » n'entraîne donc pas une variation de la taille et, quelle que soit leur origine, les individus de la race bisexuée peuvent être comparés aux individus de la race parthénogénétique.

2. Les deux races parthénogénétique et bisexuée de *Polyxenus lagurus* ne peuvent être considérées comme appartenant à deux populations statistiques différentes. Néanmoins elles se distinguent l'une de l'autre :

— par la taille significativement plus faible des femelles parthénogénétiques comparée à celle des femelles de la race bisexuée, mais identique à celle des mâles ;

— par un ralentissement de la croissance des individus parthénogénétiques par rapport aux mâles et aux femelles de la race bisexuée ; alors qu'aux premiers stades, la longueur de leurs tarses est supérieure à celle des tarses de la race bisexuée, elle devient progressivement très voisine de celle des mâles et nettement inférieure à celle des femelles sexuées.

3. Il en résulte que l'on est en droit de considérer les femelles parthénogénétiques comme appartenant à un taxon différent de celui des individus de la race bisexuée par des caractères morphologiques (dimensions, voire coloration) et biologiques (amixie, croissance postembryonnaire). Ces critères justifieraient l'isolement de ces femelles dans une espèce distincte.

Remerciements

Que M. A. Badonnel qui nous a guidée dans cette étude trouve ici l'expression de notre profonde reconnaissance.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Lamotte, M., 1957. — Initiation aux méthodes statistiques en biologie. Masson et Cie éd., 141 p.

Ravoux, P., 1962. — Étude sur la segmentation des Symphyles, fondée sur la morphologie définitive et la postembryogenèse, suivie de considérations sur la segmentation des autres Myriapodes. *Annls Sci. nat.*, sér. 12, **4** : 141-472.

SCHÖMANN, K., 1956. — Zur Biologie von *Polyxenus lagurus* (L.). *Zool. Jb.* (Syst.), **84** (2-3) : 195-256.

VACHON, M., 1944 *a*. — L'appendice arachnidien et son évolution. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **69** : 172-177.

VANDEL, A., 1926. — La spanandrie (disette de mâles) géographique chez le Myriapode *Polyxenus lagurus* (L.). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **182** : 1100-1102.

Manuscrit déposé le 30 novembre 1973.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 259, sept.-oct. 1974, Zoologie 181 : 1585-1609.

Achevé d'imprimer le 30 avril 1975.

IMPRIMERIE NATIONALE

4 564 004 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.